

INTROGRESSION, POLYMORPHISME ET TAXONOMIE CHEZ LES PLANTAGINACÉES

par R. GORENFLOT

Si le genre *Plantago* est un des mieux tranchés, le polymorphisme intense de certaines espèces rend leur détermination délicate. En effet, comme l'écrivait J.-B. LAMARCK dans l'*Encyclopédie méthodique* (1804) :

«... souvent la même espèce se présente sous un aspect si différent, que si ces changements ne s'opéraient sous nos yeux, nous ne pourrions nous déterminer à réunir en une seule espèce des formes si variées. »

Parmi les dix-huit sections reconnues par R. PILGER (1937), la section *Coronopus* DC. est une des plus polymorphes. A l'intérieur de celle-ci certains auteurs ont effectué des divisions dont la valeur est quelquefois discutable parce que reposant sur des caractères morphologiques dont l'amplitude de variation est telle qu'elle affecte des espèces voisines. Par exemple, se basant sur la taille des épis, M. COUTINHO (1913) a décrit chez *P. coronopus* L. la variété *psendo-macrorhiza* caractérisée par de gros épis rappelant ceux de *P. macrorhiza* Poir. tandis que R. MAIRE (1936) a créé, chez cette dernière espèce, une variété *lenuispica* aux épis aussi grêles que ceux de *P. coronopus*.

Les difficultés rencontrées sont encore plus aiguës lorsque l'on tente de distinguer les différentes variétés de certaines espèces. Si, avec PILGER, nous ne retenons que dix-neuf espèces dans la section *Coronopus*, parmi elles *P. coronopus* est certainement celle qui pose les problèmes les plus nombreux et les plus délicats. Aussi, LAMARCK a-t-il pu écrire à son sujet :

« Cette plante est une des espèces du genre *Plantago* qui offrent le plus grand nombre de variétés, tellement qu'il serait impossible de les signaler. Nous nous sommes borné à présenter les plus frappantes, mais on conçoit qu'il doit y en avoir beaucoup d'intermédiaires qui les rapprochent à un tel point, que le caractère que nous leur assignons s'évanouit peu à peu. »

De son côté, dans la monographie qu'il consacre à la famille des Plantaginacées (1845), F. M. BARNEOUD est également très prudent et signale que de multiples formes de passage ont abusé des botanistes : « Le *Plantago coronopus* de LINNÉ est l'espèce la plus polymorphe du genre. La variation de ses feuilles, de son port, de son épi et de ses bractées va jusqu'à l'infini. Nous n'avons cherché à signaler que les principales modifications qui se présentent le plus souvent et avec lesquelles les auteurs ont inutilement créé beaucoup d'espèces. » Ces créations sont d'autant plus regrettables que l'observation de nombreux individus pendant toute la durée de leur existence nous a permis de mettre en évidence d'impor-

tantes modifications subies par certains pieds. Véritables métamorphoses, elles sont susceptibles de ménager au botaniste des surprises assez désagréables lorsqu'il utilise certaines clefs de détermination. En effet, les principaux stades des transformations d'un même individu devraient être rangés dans des variétés ou sous-variétés différentes. On pourrait, d'ailleurs, faire les mêmes remarques à propos de *P. macro-rhiza*.

De telles constatations montrent que la recherche des causes du polymorphisme d'une espèce de *Plantago* devrait toujours être précédée d'une étude précise de l'amplitude de variation de cette espèce.

L'AMPLITUDE DE VARIATION CHEZ *PLANTAGO* *CORONOPUS* L. (ET CHEZ *P. MACRORHIZA* POIR.)

Elle doit être considérée au niveau de l'individu avant de l'être à celui de la population.

VARIATIONS D'UN INDIVIDU A UNE ÉPOQUE DE SA VIE

Un même pied peut comporter des rosettes d'aspect très différent par la forme, la taille des feuilles et la taille des inflorescences par exemple. Il arrive que ces rosettes dissemblables se forment à des périodes différentes et, dans ce cas, le génotype, l'âge et la saison d'apparition sont à considérer. Mais elles peuvent aussi apparaître au même moment. Ceci oblige à tenir compte, en outre, de la notion d'âge physiologique.

Les pièces florales étant moins variables que les feuilles, les clefs de détermination font souvent mention de la forme, de la taille absolue et de la taille relative de ces pièces. Si l'on suit la variation des bractées, des sépales de toutes les fleurs d'un épi, on parvient à la conclusion suivante : seul le rapport longueur de la bractée / longueur des sépales antérieurs peut être retenu avec profit à condition, toutefois, de l'utiliser uniquement chez les fleurs situées vers le milieu des épis, zone dans laquelle il reste sensiblement constant.

Cette diversité des rosettes observées sur un pied à un moment de son existence n'est qu'un cas particulier d'un phénomène plus général, la variation d'un individu au cours de sa vie, chaque rosette pouvant être considérée comme un individu élémentaire, partie d'un individu d'ordre supérieur, le pied complet.

VARIATIONS D'UN INDIVIDU AU COURS DE SA VIE

Des changements assez importants sont susceptibles d'être observés sur une même rosette pendant toute la durée de son existence. Ils intéressent tout particulièrement les feuilles dont les variations régulières (forme, dentelure, taille, succulence, pilosité) rentrent dans le cadre d'un développement hétéroblastique réversible. Le passage d'un type foliaire à un autre se fait à des vitesses différentes selon le génotype de l'individu considéré, mais aussi selon l'âge réel ou physiologique de la

plante, le milieu et la saison. Il en résulte que deux individus d'apparence semblable à un moment précis peuvent devenir totalement différents quelques mois après et inversement (fig. 1, 2, 3 et 4).

De même, la taille des inflorescences est susceptible d'augmenter (ou de diminuer) dans le rapport de 1 à 6 d'une époque de floraison à la suivante, tandis que la valeur du rapport longueur de la bractée/longueur des sépales antérieurs varie entre 0,5 et 1.

Les observations rapportées montrent que l'examen des individus doit être fait, dans la mesure du possible, depuis la germination jusqu'à la mort, sur de nombreux pieds, avant de porter sur des échantillons d'âges réels différents. Si la connaissance de l'amplitude des variations présentées par des individus à une époque et au cours de leur vie est nécessaire avant d'entreprendre la recherche des causes du polymorphisme au sein d'une population à une époque donnée, il en est de même pour les travaux menant à la description de taxa nouveaux ou à la révision de taxa anciens. Certes, comprise de cette manière, une étude systématique demanderait beaucoup de temps tandis que les diagnoses deviendraient, *en apparence*, moins précis, mais les subdivisions taxonomiques créées ou conservées seraient toujours d'une grande valeur.

VARIATIONS AU SEIN D'UNE POPULATION NATURELLE A UNE ÉPOQUE DONNÉE

L'amplitude de la variation d'un individu de *P. coronopus* ou de *P. macrorhiza* aux différentes époques de sa vie étant connue, l'étude de populations naturelles en vue de rechercher les causes du polymorphisme de ces deux espèces peut être entreprise avec profit.

Sur le littoral algérien *P. macrorhiza* est très abondant et s'y trouve quelquefois mélangé à *P. coronopus* dont l'aire de répartition atteint la côte. Si, dans les stations où ces deux espèces sont rassemblées, il existe des individus susceptibles d'être rapportés à l'une ou à l'autre d'entre elles, des difficultés de détermination précise sont soulevées à propos de nombreux échantillons se révélant intermédiaires entre ces deux espèces. On peut reprendre, à propos de la sous-espèce *eumacrorhiza* Pilger qui est ici en cause, ce que cet auteur écrivait de la sous-espèce *occidentalis* Pilger. « Si *P. macrorhiza* est bien différent de *P. coronopus*, quelques formes passent aux formes extrêmes de cette espèce. »

A propos du *P. columnae* Gouan (une des variétés de la sous-espèce *eucoronopus* Pilger), J. A. BATTANDIER et L. TRABUT signalent, dans leur Flore de l'Algérie (1888) une forme qui, sur les falaises d'Aïn-Taya « semble passer à *P. macrorhiza*, par des intermédiaires peut-être hybrides. » Si l'hybridation naturelle est possible entre *P. coronopus* et *P. macrorhiza*, une des causes du polymorphisme de ces deux espèces serait alors trouvée. Mais, c'est l'étude de la variation au sein de populations naturelles à une époque donnée, qui permettra de préciser cette hypothèse avant d'en démontrer éventuellement la véracité.

Nous envisagerons ici une population naturelle du Cap Matifou

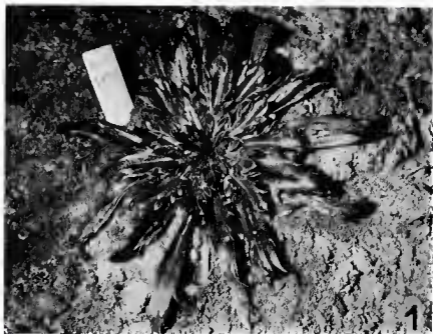


Fig. 1. — Rosette de *P. coronopus* ssp. *eucoronopus* âgée de cinq mois (octobre) et descendant d'un individu des falaises de Wimereux (Pointe aux Oies).

Fig. 2. — La même rosette deux mois plus tard.

La transformation du type foliaire amorcée au mois d'octobre a été rapide malgré la mauvaise saison (échelle donnée par l'étiquette, largeur 2 cm environ).



Fig. 3. — Rosette âgée de cinq mois (octobre) descendant d'un autre individu des falaises de Wimereux.

Fig. 4. — Le même individu deux mois plus tard.

On assiste encore à une transformation importante du type foliaire (échelle donnée par l'étiquette, largeur 2 cm environ). La comparaison des figures 1 et 2 d'une part, des figures 3 et 4 d'autre part montre que deux rosettes de même âge et cultivées dans les mêmes conditions sont susceptibles, à deux mois seulement d'intervalle, d'être très différentes ou de se ressembler fortement.

(à l'est d'Alger), à propos de laquelle le problème posé a été résolu (1959).

De la base de la falaise, où des suintements d'eau douce entretiennent une humidité permanente, aux rochers plongeant dans la mer, on observe des *Plantains* très différents. Les uns, toujours très petits, se rapportent franchement à *P. coronopus* et appartiennent à la sous-espèce *commulata* (Guss.) Pilger ($2n = 4x = 20$). D'autres, beaucoup plus développés bien que diploïdes, ressemblent plus à la sous-espèce *eucoronopus* qu'à *P. macrorhiza*. Localisés près de la falaise, ils bénéficient d'apports d'eau douce. Inversement, ceux qui vivent au voisinage immédiat de la mer ressemblent plus à *P. macrorhiza* qu'à *P. coronopus*. Au centre de la station se trouvent des individus diploïdes intermédiaires.

Cette répartition laisse supposer que l'on pourrait être en présence d'un génotype unique soumis à des milieux différents ou de génotypes différents se répartissant en fonction des conditions extérieures.

Si l'on réunit dans une parcelle expérimentale des individus prélevés au pied de la falaise et d'autres vivant ordinairement sur les rochers surplombant la mer, on constate que d'importantes dissemblances subsistent entre les deux catégories d'individus. La première hypothèse devant être abandonnée, il s'agit, très probablement, d'un cas analogue à ceux étudiés par G. TURESSON (1922).

L'analyse de l'origine hybride possible de cette population a été faite au moyen de la méthode de l'indice d'hybridité mise au point par E. ANDERSON (1936) et dont le principe est le suivant. Dans une population naturelle que l'on suppose constituée d'hybrides entre individus de deux espèces A et B, il est prélevé, au hasard, une quarantaine d'échantillons à propos desquels on étudie plusieurs caractères opposant A et B. Il est attribué à chacun de ces caractères une valeur de 2, 1 ou 0, 2 indiquant

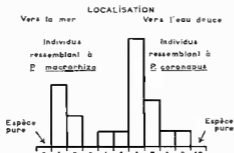


Fig. 5. — Fréquences des indices d'hybridité de quarante individus de la population du Cap Matifou.

une ressemblance avec A, 0 avec B, tandis que 1 traduit une condition intermédiaire. Si c caractères sont en jeu, les indices extrêmes ($2c$ ou 0) sont à rapporter respectivement à l'espèce A ou à l'espèce B. Les valeurs de l'indice d'hybridité comprises entre 0 et $2c$ se rapportent à des hybrides ressemblant plus à l'espèce B si $i < c$ ou plus à l'espèce A si $i > c$.

La figure 5 montre qu'aucun des 40 pieds considérés dans la population du Cap Matifou n'est pur : 14 situés en bordure de la mer ressemblent plus à *P. macrorhiza* qu'à *P. coronopus*, 24 localisés à proximité de l'eau douce plus à *P. coronopus* qu'à *P. macrorhiza*.

Cette méthode rend délicate l'estimation du degré de mélange des caractères des espèces parentales, deux individus différents pouvant

posséder le même indice d'hybridité. C'est pourquoi nous avons utilisé une autre méthode due également à ANDERSON, celle des *métroglyphes* ou *diagrammes symboliques de dispersion* (1938), (1949), (1961).

Grâce au choix des deux caractères quantitatifs les plus importants, chaque individu est situé dans le métroglyphe. Tous les autres caractères qualitatifs (et même quantitatifs) sont susceptibles d'être exploités à la seule condition d'utiliser un symbolisme adéquat.

Le métroglyphe de la figure 6 relatif à la population du Cap Matifou

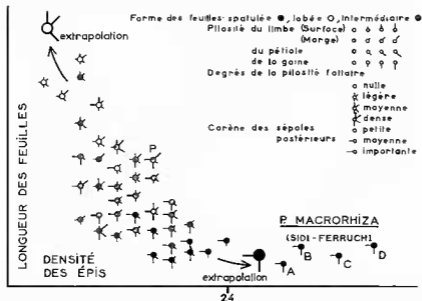


Fig. 6. — Métroglyphe concernant huit caractères étudiés dans la population ayant fait l'objet du diagramme de la figure 5. Les caractères des pieds A, B, C, D, appartenant à une population de *P. macrorhiza* de Sidi-Ferruch vérifient la valeur des extrapolations.

montre une association lâche entre huit couples de caractères opposés concernant la densité des épis, la taille et la forme des feuilles, la pilosité de la surface et de la marge foliaires, celle des pétioles et des gaines, l'importance de la carène des sépales postérieurs¹.

Une telle association traduit la nature hybride de la population étudiée et la répartition des génotypes en fonction du milieu. En outre, elle autorise, par extrapolation pour chacun des couples de caractères envisagés, à prévoir un type parental aux feuilles petites, spatulées,

1. Afin de comparer les différents pieds en diminuant au maximum les causes d'erreurs dues aux variations, il est prélevé sur chaque pied une inflorescence dont la croissance est terminée et la feuille axillaire. Les fleurs considérées sont prises au milieu des épis.



Fig. 7. — Individu voisin de *P. macrochiza* appartenant à la première génération dérivant sans autofécondation de l'hybride naturel P de la figure 6 (hauteur : 25 cm environ).



Fig. 8. — Individus voisins de *P. coronopus* appartenant à la même génération que l'individu de la figure 7 et de même âge que celui-ci (hauteur : 40 cm environ).



Fig. 9. — Retours vers *P. coronopus* (C) et *P. macrochiza* (M) de deux individus de même âge obtenus par autofécondation d'un hybride naturel issu du pied P de la figure 5.

Fig. 10. — Individu descendant par autofécondation du pied M de la figure 9. Bien que cet échantillon n'ait pas encore fleuri, le retour vers *P. macrochiza* est plus net que chez le parent.

glabres dont la face interne des gaines est laineuse, aux épis ayant plus de 24 fleurs au centimètre, aux sépales pourvus d'une aile très développée sur la carène. Or de tels individus de *P. macrorhiza* existent sur le littoral algérois, à Sidi-Ferruch par exemple. Une extrapolation portant sur l'autre extrémité du nuage de points figurant la population étudiée laisse supposer l'existence d'un second type parental ayant des feuilles longues au limbe velu, à la gaine glabre, aux épis lâches, aux sépales postérieurs porteurs d'une aile discrète sur la carène. Des échantillons de *P. coronopus* répondant à cette prévision vivaient dans les champs situés derrière le cap.

Si cette étude dégage la possibilité d'une hybridation entre *P. coronopus* ssp. *eucoronopus* et *P. macrorhiza* ssp. *eumacrorhiza*, hybridation conduisant à des individus aux caractères intermédiaires entre ceux des espèces intéressées, elle attire l'attention sur de multiples pieds ressemblant plus à l'une des deux espèces qu'à l'autre. Leur existence pourrait résulter de croisements en retour des hybrides avec leurs parents. Toutes les combinaisons étant théoriquement possibles entre les couples de gènes parentaux, les génotypes apparus au cours de cette introgression seraient très nombreux. Certains ayant plus de couples de gènes de *P. coronopus* que de *P. macrorhiza*, tous en condition homozygotique, auraient un phénotype se rapprochant plus de celui de la première espèce que de la seconde et réciproquement. En fait, il est permis de penser que nous ne connaissons qu'une partie des génotypes résultant de cette introgression, beaucoup devant être éliminés par la sélection naturelle lorsqu'ils ne rencontrent pas les conditions nécessaires à leur développement. Au Cap Matifou, ces hybrides supposés introgressifs sont particulièrement nombreux car de la falaise à la mer un gradient écologique réalise tous les milieux intermédiaires entre ceux peuplés par *P. coronopus* d'une part et *P. macrorhiza* d'autre part. Là, c'est surtout la compétition qui risque d'être le facteur déterminant de la sélection naturelle.

L'INTROGRESSION INTERSPÉCIFIQUE

Lorsque la possibilité d'une introgression interspécifique est supposée, trois preuves doivent être apportées avant que l'hypothèse puisse devenir certitude.

ÉTUDE DES DESCENDANCES D'INDIVIDUS DES POPULATIONS NATURELLES

Les échantillons récoltés au hasard en vue de l'établissement d'un métroglyphe fournissent des graines permettant d'obtenir des descendants issus de fécondations libres et constituant des générations F_3^1 . A partir de celles-ci sont constituées par autofécondations successives des générations F_4 , F_5 , F_6 , etc.

1. Nous utilisons le symbolisme habituel. Les populations naturelles sont assimilées à des P_1 .

Toutes les populations expérimentales étant cultivées rigoureusement dans les mêmes conditions, la présence dans une même F_2 d'individus accusant des retours plus ou moins marqués vers l'un des deux types parentaux présumés ainsi que d'individus nettement intermédiaires joue en faveur de l'introggression supposée. Dans ce cas, de tels retours s'accroissent dans les générations suivantes et il est permis d'obtenir, de proche en proche, une ségrégation des caractères morphologiques des deux espèces parentales.

A propos de la population du Cap Matifou, des graines portées par le pied P du métroglyphe de la figure 6 ont fourni en F_2 des individus ressemblant plus à *P. macrorhiza* qu'à *P. coronopus* (fig. 7) et réciproquement (fig. 8), ainsi que des individus intermédiaires. L'autofécondation d'un de ces derniers a fait apparaître en F_4 des retours très marqués vers les parents (fig. 9), retours s'accroissant encore en F_5 (fig. 10) etc.

Mais la preuve formelle de la possibilité d'une hybridation naturelle entre ces deux espèces est apportée par la réussite de croisements artificiels.

LES HYBRIDES ARTIFICIELS

Afin d'éliminer les causes d'erreurs dont l'hybridation naturelle pourrait être responsable, le choix des parents est fait soigneusement.

Les parents *P. coronopus* ssp. *eucoronopus* sont d'origine européenne et les parents *P. macrorhiza* ssp. *eumacrorhiza* proviennent de régions où les populations des deux sous-espèces sont éloignées les unes des autres. Des précautions supplémentaires sont prises pour contrôler le degré de pureté des parents. Il est impossible, en effet, d'apprécier celui-ci par la seule étude morphologique. Des descendances parentales successives obtenues après plusieurs autofécondations sont suivies régulièrement.

La vigueur des hybrides est toujours très nette et influe sur la taille des feuilles et des inflorescences. Ces hybrides ont des caractères intermédiaires entre ceux des deux parents : forme, dentelure, succulence, pilosité des feuilles, port des inflorescences, forme, pilosité, importance relative des différentes parties des pièces florales (fig. 11 et 12).

Si l'hybridation entraîne des recombinaisons géniques, les croisements en retour répétés plusieurs fois des hybrides avec l'un ou l'autre des parents doit augmenter, de génération en génération, le nombre de ces recombinaisons responsables du polymorphisme des espèces considérées. Afin d'apprécier l'importance de cette hybridation introgressive dans la variabilité de *P. coronopus* et de *P. macrorhiza*, il a été réalisé une introgression expérimentale (1961).

L'INTROGRESSION EXPÉRIMENTALE

Il est constitué, à partir d'hybrides artificiels, des populations expérimentales rendant possibles des croisements en retour. En 1955, dans une première population, ils s'effectuent entre 50 hybrides F_1 et les deux

HYBRIDES

P. MACRORHIZA

P. CORONOPUS

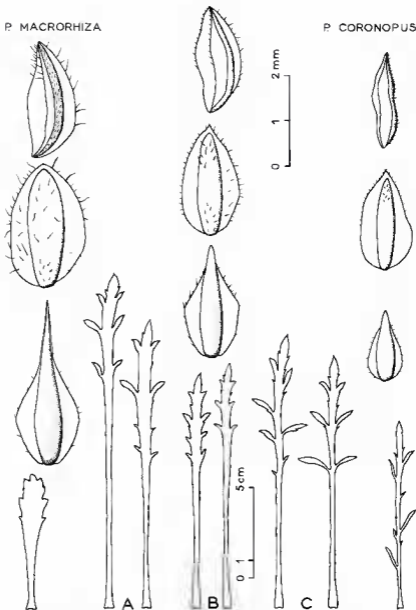


Fig. 11. — Type foliaire et type floral d'hybrides artificiels *P. c. ssp. eucoronopus* × *P. m. ssp. eumacrorhiza* comparés à ceux des parents (les pièces florales sont, de bas en haut : bractées, sépales antérieurs et sépales postérieurs).

parents ou des individus en descendant par autofécondation, les deux parents ne suffisant pas à assurer la pollinisation des hybrides.

En 1956, des individus sont cultivés en mélange : hybrides F_2 , hybrides F_1 , descendants parentaux. Il a été ainsi obtenu des hybrides F_3 , etc., les uns étant susceptibles d'être rattachés à la variété *pseudomacrorhiza*, les autres à la variété *tenuispica*.

Afin d'éviter l'élimination éventuelle des génotypes les plus défavo-

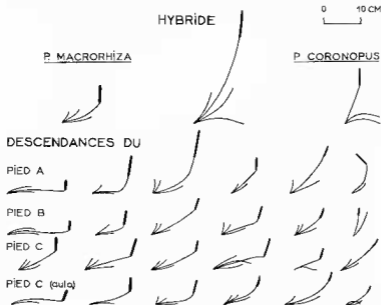


Fig. 12. — Le port des hybrides de première et de troisième génération. Il est intermédiaire entre celui des parents mais il existe des formes extrêmes comme il est fréquent d'en voir apparaître au cours de toute introgression naturelle (les rosettes des hybrides F_3 sont plus petites que celles des hybrides F_1 car elles ont été considérées à l'âge de trois mois seulement.)

risés, les populations expérimentales sont établies de façon à supprimer toute compétition spatiale, tant au niveau de l'appareil racinaire que de l'appareil foliaire.

Malgré la durée assez courte de ces expériences, l'amplitude de variation observée, par exemple, dès la troisième génération d'hybrides et caractérisée par une association lâche des caractères foliaires, inflorescentiels et floraux, est au moins aussi importante que celle rencontrée dans certaines populations naturelles ou dans les populations expérimentales qui en dérivent par autofécondations successives (fig. 12 et 13). Les précautions culturales visant à permettre à tous les hybrides de subsister, au moins pendant quelques mois, ont diminué l'influence de la sélection naturelle qui, en éliminant une partie des génotypes nouveaux, empêche l'observateur de populations naturelles (ou même des popula-

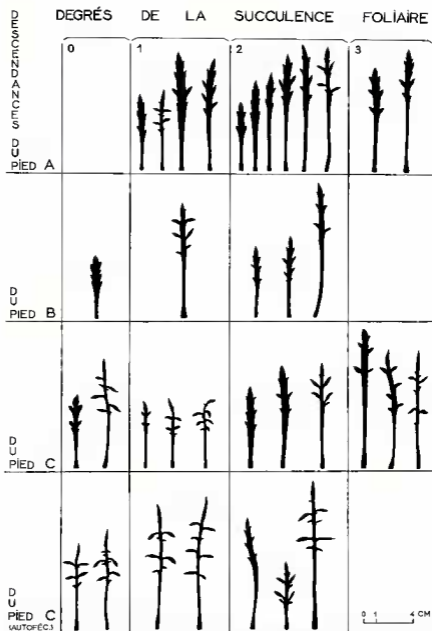


Fig. 13. — La variation de l'appareil foliaire chez les hybrides de troisième génération. Parmi les descendants des hybrides de première génération A, B, C, quelques individus seulement ont été retenus pour montrer la grande diversité de leur type foliaire. Taille, forme, dentelure et succulence des feuilles sont intermédiaires entre celles des parents.

tions expérimentales provenant de ces dernières par autofécondation) de se faire une idée précise de l'importance des croisements en retour.

Si une infiltration réciproque de gènes à la faveur de l'introggression est importante à considérer pour expliquer la variabilité des espèces, le rôle de la sélection naturelle est également mis en valeur.

Des recherches comparables à celles dont il vient d'être donné un très bref résumé peuvent être entreprises à l'intérieur de l'espèce. C'est ainsi que nous avons pu montrer l'importance d'une introggression intraspécifique chez *P. coronopus* (1961) (1964).

L'INTROGRESSION INTRASPÉCIFIQUE

LES HYBRIDES INTROGRESSÉS POSSÈDENT LE MÊME NOMBRE DE CHROMOSOMES

Dans les environs des Sables-d'Olonne vivent de nombreux individus de *P. coronopus* ssp. *eucoronopus* ($2n = 2x = 10$). Au mois de septembre 1957 des populations très polymorphes de petites rosettes se rencontreraient au sommet et sur les parois des falaises de gneiss granitique et de micaschistes encadrant la Baie de Cayola (fig. 14).

En 1958 et 1959, au sein de populations expérimentales constituées d'individus issus de graines prélevées sur des pieds récoltés au hasard sur les falaises de Cayola, l'amplitude de variation est plus grande que celle observée dans la station. Certains types obtenus sont si différents des types parentaux que l'on est en droit de supposer que la forme des falaises n'est pas pure.

Pendant l'été 1959, des individus de grande taille (fig. 14) peuplent les bas-côtés de la route qui longe le fond de la baie tandis que d'autres, de taille intermédiaire entre celle des rosettes de la route et celle des rosettes des falaises, vivent le long d'un cordon de galets parallèle à la route (fig. 15). L'étude d'un métroglyphe relatif à ces trois types de Plantains montre qu'une hybridation a eu lieu entre les formes extrêmes (fig. 16). Or, les individus des talus de remblai n'ayant pas plus de deux ans d'âge ne peuvent être tenus pour responsables du polymorphisme des rosettes des falaises récoltées en 1957. Dans les environs de la Baie de Cayola doivent donc exister des stations habitées depuis plusieurs années par une grande forme de *P. coronopus*.

Nous avons appris depuis que le Service des Ponts et Chaussées des Sables-d'Olonne a fait recouvrir, au début de l'année 1958, les talus de la route d'une couche de terre provenant du curage des fossés des chemins vicinaux de la commune du Château-d'Olonne. L'origine de la forme du bord de la route ne fait donc aucun doute. Ses graines auront germé au printemps 1958 en donnant des individus qui, en 1959, mirent en place une seconde rosette après la disparition de la première pendant l'hiver 1958-1959. Six kilomètres séparant à vol d'oiseau la baie du territoire de la commune du Château-d'Olonne, l'hybridation entre la forme de la

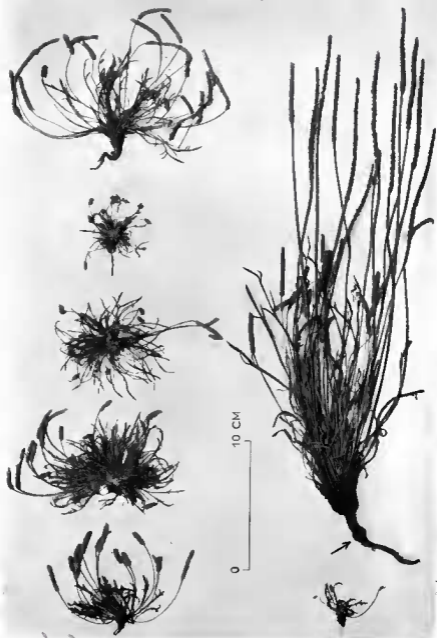


Fig. 14. — Quelques individus de *P. coronopus* des falaises de la Baie de Cayola et un individu de deux ans du remblai de la route (à droite).

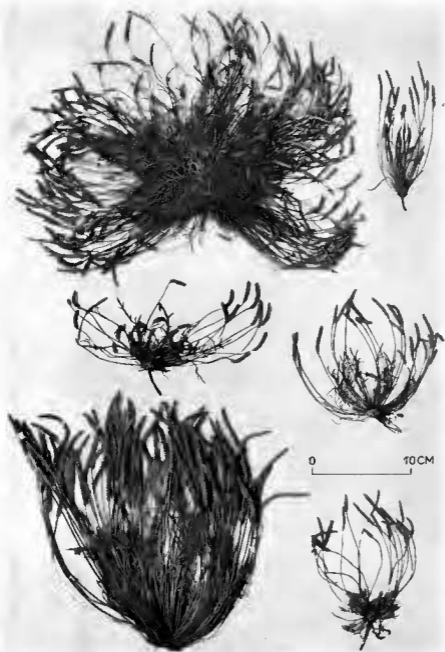


Fig. 15. — Quelques individus du cordon de galets de la Baie de Cayola.

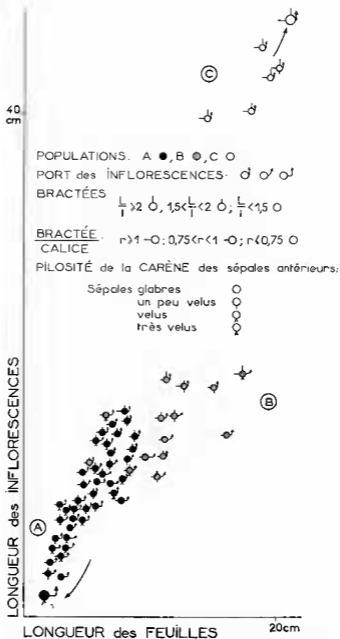


Fig. 16. — Métyroglphe de trois populations de la Bale de Cayola (A : rosettes des falaises, B : rosettes du cordon de galets, C : rosettes du bord de la route).
Les caractères de la forme des falaises et de celle de l'intérieur se déduisent par extrapolation.

falaise et celle de l'intérieur a pu avoir lieu avant l'apparition de cette dernière sur la côte.

En procédant, comme il l'a été indiqué à propos de la population algéroise du Cap Matifou, nous avons démontré que l'hybridation avait été suivie de croisements en retour entre formes parentales et hybrides. Les génotypes apparus grâce à cette *introgression intraspécifique* sont très nombreux. Certains ont été éliminés par la sélection naturelle, mais de nombreux autres ont survécu, le site de la baie offrant des milieux variés où ils ont pu s'installer : remblai de la route, cordon de galets, parois verticales des falaises recevant les embruns, sommet plus ou moins ensablé de ces falaises, etc. Comme dans le cas de la station du Cap Matifou, ce n'est pas l'action de deux ou de plusieurs milieux voisins sur un même génotype qui est en cause, mais on assiste à une répartition de génotypes divers en fonction de conditions extérieures différentes.

LE NOMBRE DE CHROMOSOMES N'EST PAS CONSTANT DANS LES POPULATIONS NATURELLES

L'extraordinaire polymorphisme de *P. coronopus* ssp. *eucononopus* dans les environs de Wimereux (Pas-de-Calais) avait frappé A. GRAVIS (1932), mais il ne put l'expliquer. Nous avons repris le problème en comparant d'abord différentes populations naturelles échelonnées entre la Pointe aux Oies et celle de la Rochette. Jamais, sur une aussi faible distance (1 km environ), il ne nous avait été donné de rencontrer des individus aussi dissemblables.

L'examen de métroglyphes comme ceux des figure 17 et 18 montre qu'il existerait au moins deux formes bien individualisées susceptibles de se croiser. De cette hybridation et de croisements en retour seraient issus de nombreux types intermédiaires. *P. coronopus* étant vivace dans les stations considérées, les hybrides introgressés ainsi réalisés sont d'âge (réel ou physiologique) souvent très différent. En outre, la vitesse du développement hétéroblastique (ou de la régression foliaire) variant d'un individu à l'autre, il en résulte que les populations naturelles sont constituées de rosettes très variées.

Deux extrapolations permettent de déduire les caractères des deux formes à l'état pur. Celle des sables a de petites rosettes de feuilles plaquées, courtes (de 3 à 4 cm), glabres ou glabrescentes. Pennatifides, pennatifidites et même, quelquefois, bipennatifidites, elles possèdent des divisions étroites et aiguës faisant avec le rachis un angle α supérieur à 45°. Les scapes également plaqués sont terminés par un épi vertical, court, inférieur à 7,5 cm. Bien développée, la carène des bractées est au moins aussi large que chacune des lames. Les sépales antérieurs sont allongés (rapport L/l voisin de 2). Leurs lames ne portent que de rares poils courts. Il en est de même de l'aile de la carène des sépales postérieurs.

La seconde forme vit sur des formations argilo-sableuses humides, les unes quaternaires, les autres wealdiennes localisées vers le sommet des falaises. Ses feuilles, plaquées ou dressées sont assez longues (15 cm)

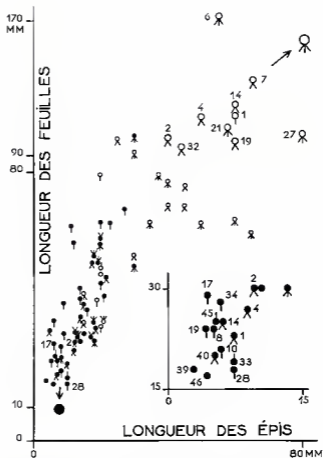


Fig. 17. Métréoglyphe concernant des individus de la pelouse de la Pointe aux Oies (cercles noirs) et des individus des falaises (cercles blancs).
 Les traits portés par certains cercles sont relatifs à la pilosité foliaire (feuilles très velues-3 traits; velues-2; peu velues-1).

et velues. Dentées, pennatifides, elles possèdent de larges divisions obtuses faisant un angle α inférieur à 45° avec le rachis qu'elles recouvrent plus ou moins partiellement. Les inflorescences, dressées ou obliques, sont longues (20 à 25 cm). Les épis peuvent atteindre 7 cm. La carène des bractées est grêle. Sa largeur est inférieure à celle des lames. Aux

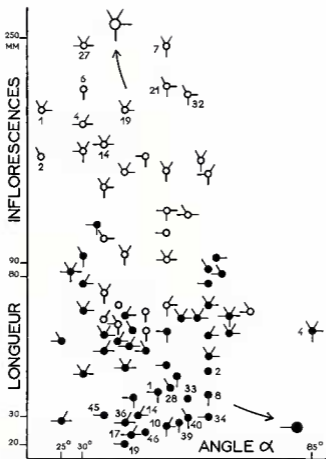


Fig. 18. — Métrogythe relatif à la même population que celui de la figure 17. (Le symbolisme utilisé figure au tableau ci-dessous).
Les extrapolations des figures 17 et 18 indiquent les caractères des deux formes en présence lorsqu'elles étaient à l'état pur.

BRACTÉES	● ○ $2,1 < R < 3,4$	<u>largeur de la bractée</u> largeur de la carène	$3,5 < R < 5$ ● ○
SEPALES	● ○ $1,2 < R < 1,5$	<u>longueur</u> largeur	$1,6 < R < 2,1$ ● ○
ANTÉRIEURS	● ○ - de 15 poils	Pilosité des lames	+ de 15 poils ● ○
SEPALES	● ○ - de 15 poils	Pilosité de l'aile de la carène	+ de 15 poils ● ○
POSTÉRIEURS	● ○ $L < 0,2$ mm	Longueur du plus grand poil	$L > 0,2$ mm ● ○

Symbolotes utilisés dans le métrogythe de la figure 18.

sépales antérieurs le rapport L/l est voisin de 1,5 et les lames sont velues. Il en est de même de l'aile de la carène des sépales postérieurs pourvue de longs poils.

Des descendance, par autofécondation ou en fécondation libre, d'individus pris au hasard dans les stations naturelles étudiées ont constitué des populations expérimentales¹ au sein desquelles il a été possible de suivre la transmission de certains caractères. C'est ainsi que des retours marqués vers les types parentaux présumés confirment l'hybridation et l'introgression naturelles supposées.

Ces résultats rappellent ceux obtenus à propos des individus de la Baie de Cayola. Pourtant les problèmes posés par le polymorphisme de *P. coronopus* dans les environs de Wimereux sont plus complexes. En effet, qu'ils se rapprochent énormément de l'une des deux formes ou qu'ils soient franchement de nature hybride, de nombreux individus (au moins 75 %) possèdent des fleurs dont l'androcée est stérile. Les filets de leurs étamines sont très courts, leurs anthères desséchées et vides restent à l'intérieur de la corolle. En revanche, les fleurs privées d'androcée fonctionnel produisent des graines. Or, une étude caryologique (1964) devait révéler que, si les individus normaux sont diploïdes ($2n = 2x = 10$), les anormaux possèdent un chromosome surnuméraire.

Si, mis à part l'aspect des étamines, les caractères morphologiques d'ordre qualitatif des rosettes à $2n = 11$ ne permettent pas de les distinguer de celles à $2n = 10$, la variation significative de certains caractères quantitatifs doit être signalée. C'est ainsi, par exemple, que les graines sont toujours moins nombreuses et plus grosses dans le premier cas que dans le second (par capsule, 2,6 graines de $1,26 \pm 0,01$ mm de longueur contre 4,6 graines de $0,94 \pm 0,01$ mm).

Les individus dont l'androcée est stérile portant régulièrement des graines, il est important de savoir si ces graines résultent de croisements ou sont d'origine apomictique. Huit pieds isolés des autres ont fourni près de 10 000 pyxides. Toutes étaient vides. Cette observation, jointe au fait que des ségrégations morphologiques ont été observées dans la descendance des individus anormaux, prouve que nous ne serions pas en présence d'un cas d'apomixie absolue.

La présence d'un chromosome surnuméraire a augmenté l'amplitude de variation au sein des populations naturelles dans lesquelles il se transmet. Cet exemple illustre une hypothèse formulée par C. D. DARLINGTON en 1956 à propos des chromosomes B. Cet auteur pense que de tels chromosomes accroîtraient la variabilité des espèces et fourniraient ainsi des possibilités nouvelles d'adaptation aux espèces qui en sont pourvues.

1. M. le professeur DEFRETIN, Directeur de l'Institut de Biologie maritime et régionale de Wimereux, a bien voulu nous accueillir dans cette Station. Grâce au terrain et au matériel mis aimablement à notre disposition, nous avons réalisé des cultures expérimentales qu'il nous a été permis de suivre régulièrement dans d'excellentes conditions. Que Monsieur DEFRETIN veuille bien trouver ici l'expression de toute notre reconnaissance.

CONCLUSIONS

Si des hybrides interspécifiques ou intraspécifiques Aa Bb Cc Dd Ee Ff... sont plus ou moins fertiles et se croisent plusieurs fois avec les formes parentales AA BB CC DD EE FF... et aa bb cc dd ee ff, une infiltration de gènes d'un parent dans le patrimoine héréditaire de l'autre parent est possible¹. Il apparaît, en effet, après recombinaisons géniques des génotypes nouveaux tel AA BB CC DD ee ff, par exemple.

Les espèces parentales différant par un grand nombre de gènes ou de segments chromosomiques, le nombre des génotypes nouveaux devient rapidement très grand. Bien que la sélection naturelle élimine un certain nombre d'entre eux, les génotypes introgressés subsistant permettent d'expliquer, en partie, le polymorphisme d'un taxon, les phénotypes correspondants alliant, par exemple, certains caractères d'une espèce à ceux d'une autre espèce.

Ces résultats ont des conséquences importantes sur le plan taxonomique. Dans le cas présent, il est bien évident que la variété *pseudomacrorrhiza* Coutinho de *P. coronopus* n'a pas plus de valeur que la variété *lenuispica* Faure et Maire de *P. macrorrhiza*.

D'une manière plus générale, la possibilité éventuelle d'être en présence d'hybrides plus ou moins introgressés doit inciter le systématiste à beaucoup de prudence. C'est ainsi qu'il est peu souhaitable, dans certains cas, de mener la détermination jusqu'à la variété, cette détermination risquant de n'avoir aucune signification. Il serait, en effet, très facile, mais combien illusoire de créer, dans des populations dont le polymorphisme est lié à l'introgression, presque autant de variétés que ces populations comptent d'individus! Sans avoir dégagé les rôles de l'hybridation et de l'introgression, GRAVIS avait été conduit, à propos du *P. coronopus* de Wimereux, à formuler des conclusions qui, pour être pessimistes, n'en étaient pas moins très pertinentes : « Quant aux variétés que les botanistes descripteurs ont cherché à distinguer, il ne semble pas qu'il y ait lieu d'en tenir compte, attendu qu'elles ne peuvent être nettement caractérisées, ni séparées les unes des autres. » (1932).

De son côté, MARY E. GILLHAM étudiant la végétation de l'île de Grassholm (Pembrokeshire) note la présence d'une grande forme succulente de *P. coronopus* dont la position taxonomique est incertaine, la plante étant très variable et pouvant posséder des caractères des variétés *ceratophylla* Hoffmannsegg et Link., *maritima* Gren. et Godr., *Sabrinae* Baker et Cardew. « La variation individuelle avec la localité, l'âge et la saison est telle qu'une même plante peut passer par tous ces stades durant sa vie, et il semble que toutes ces variétés doivent être révisées

1. Les lettres se rapportent à quelques gènes ou segments de chromosomes.

et qu'il doit être possible de les réunir en une seule » (1953). De même, J. G. DODDS (1953) pense que toutes les formes anglaises de *P. coronopus* demandent une révision taxonomique. Les formes françaises mériteraient d'ailleurs la même attention.

Un travail de cet ordre ne doit pas être réalisé sur des échantillons d'herbiers, mais sur des populations de plantes vivantes en utilisant les méthodes exposées plus haut, faute de quoi toute révision sera vouée à l'échec, la plupart des variétés nouvellement reconnues ou confirmées risquant d'être sans valeur.

Il n'est pas interdit de penser d'ailleurs, dans le cas de la forme très variable de l'île de Grassholm, à une introgression avec une forme naine signalée par M. E. GILLHAM dans des pelouses de l'île de Skokholm toute proche (1963). Quant aux deux formes de Wimereux dont les caractères ont été déduits par extrapolation après étude de mégroglyphes concernant des populations naturelles, elles peuvent être rapprochées de celles signalées, en Bretagne, par M. GRAYOT et C.-A. PICQUENARD (1934) et pour lesquelles ils créèrent deux variétés nouvelles *erecta* et *arcuata*. Malheureusement, ces auteurs ne considèrent que les caractères végétatifs, restriction d'autant plus regrettable que le développement hétéroblastique est, dans le genre *Plantago*, d'une très grande originalité.

Un des buts du botaniste est de compléter l'inventaire des différentes flores en enrichissant de nouveautés valables, à la suite d'une étude approfondie, le catalogue des taxa déjà reconnus. Au même titre que l'inventaire floristique restant à dresser, l'aspect interprétatif de la Taxonomie devrait être aussi une des préoccupations du botaniste. Dans les deux cas, la connaissance de la variation des taxa est indispensable. C'est pourquoi la Taxonomie devrait toujours être, dans la mesure du possible, expérimentale.

Avant de créer un taxon nouveau ou afin de tester la valeur d'un ancien taxon, le botaniste doit procéder à l'examen de nombreux individus, depuis la germination jusqu'à la mort. Le besoin d'introduire le *facteur temps* en Systématique s'impose à son esprit s'il veut baser ses conclusions sur l'étude de populations naturelles et non plus sur celle d'échantillons d'âge (réel ou physiologique) différent et trop souvent secs.

Certes, les difficultés soulevées par l'application d'un tel programme sont, dans certains cas, immenses et ne peuvent être levées. Mais, quand les obstacles matériels sont susceptibles d'être surmontés (je pense à la grande majorité des espèces herbacées de notre flore), cette méthode éviterait, d'une part beaucoup de descriptions de taxa de valeur pour le moins douteuse et permettrait, d'autre part, d'intéressantes comparaisons entre taxa voisins ou non.

Laboratoire de Biologie végétale (S.P.C.N.)
Faculté des Sciences de l'Université de Paris
(Centre d'Orsay)

et
Institut de Biologie maritime et régionale de Wimereux
Faculté des Sciences de l'Université de Lille.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (E.). — Hybridization in American *Tradescantias*, *Ann. Missouri Bot. Gard.* **23** : 511-525 (1936).
- ANDERSON (E.). — Recombination in species crosses, *Genetics*, **24** : 668-698 (1939).
- ANDERSON (E.). — Introgressive hybridization, New York (1949).
- ANDERSON (E.). — The analysis of variation in cultivated plants with special reference to introgression, *Euphytica*, **10** : 79-86 (1961).
- ANDERSON (E.), HUBBRIGHT (L.). — Hybridization in *Tradescantia* 111. The evidence for introgressive hybridization, *Am. Journ. Bot.* **25** : 396-402 (1938).
- BARNEAUD (F. M.). — Monographie générale de la familles des Plantaginacées, Paris (1845).
- BATTANDIER (J. A.), TRABUT (R.). — Flore de l'Algérie, Alger (1888).
- COUTINHO (M.). A flora do Portugal, Lisbonne (1913).
- DARLINGTON (C. D.). — Chromosome Botany, Londres (1956).
- DODDS (J. G.). — *Plantago coronopus* L. *J. Ecol.* **41** : 467-478 (1953).
- GILLHAM (Mary E.). — An ecological account of the vegetation of Grassholm island, Pembrokeshire, *J. Ecol.* **41** : 84-89 (1953).
- GILLHAM (Mary E.). — An annotated list of the flowering plants and ferns of Skokholm island, Pembrokeshire, *Northw. nat.* : 539-557 (1963).
- GORENFLOT (R.). — Le polymorphisme de *Plantago coronopus* L. (ses manifestations et ses causes), *Rev. Cyt. et Biol. vég.* **20** : 237-500 (1959).
- GORENFLOT (R.). — Un exemple d'introgression expérimentale, *Bull. Soc. bot. Fr.* **108** : 1-16 (1961).
- GORENFLOT (R.). — Introgression naturelle intraspécifique chez *Plantago coronopus* L. *Bul. Soc. bot. Fr.* **108** : 294-306 (1961).
- GORENFLOT (R.). — Stérilité et chromosome surnuméraire chez *Plantago coronopus* L. *C.R. Ac. Sc. Paris*, **258** : 321-324 (1964).
- GRAVIS (A.). — Contribution à l'étude des variations. Nanisme et pédocarpisme du *Plantago coronopus* L. *Bul. biol. Fr. Belg. Suppl.* **14** : 1-70 (1932).
- GRAVOT (M.), PICQUENARD (C.-A.). — Contribution à l'étude écologique des Plantains de la région armoricaine, *Bul. Soc. scient. Bret.* **10** : 118-132 (1933).
- LAMARCO (J. B.). — Encyclopédie méthodique, **5** : 367-394 (1804).
- MAIRE (R.). — Contribution à l'étude de la flore de l'Afrique du Nord, *Bul. Soc. hist. nat. Afr. Nord*, **27** : 241-270 (1936).
- PILGER (R.). — *Plantaginaceae* in *Pflanzenreich Regni vegetabilis conspectus*, **IV** : 269, 466 p. (1937).
- TURKSSON (G.). — The genotypical response of the plant species to the habitat, *Hereditas*, **3** : 211-350 (1922).